Zur Feinstruktur der Labialdrüse des Silberfischchens *Lepisma saccharina* L.

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Joachim Haupt
aus Berlin
1968

1. Referent: Professor Dr. G. Kümmel
2. Referent: Professor Dr. K. Urich
Termin der mündlichen Prüfung: 6. Juni 1968
Termin der Promotion: 2. Dezember 1968

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Veröffentlicht in:
Zoologische Beiträge, Neue Folge, Band 15, Heft 1

(I. Zoologisches Institut und Abteilung für Elektronenmikroskopie der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Freien Universität Berlin)

Zur Feinstruktur der Labialniere des Silberfischchens *Lepisma saccharina* L. (Thysanura, Insecta)

Von Joachim Haupt[1]

(Mit 18 Abbildungen)

Eingegangen am 24. Juli 1968

Einleitung

Im Zuge seiner Untersuchungen über Exkretionsorgane bei Arthropoden entdeckte Bruntz (1908) ein exkretorisch wirkendes Organ im Labium von Lepismatiden. Diese Labialniere ist den Segmentalorganen anderer Arthropoden homolog. Sie besteht aus drei Abschnitten: dem Sacculus, dem Labyrinth und dem Ausführgang (Abb. 1). Vor ihrer Mündung in die Mundhöhle vereinigen sich die Ausführgänge beider Seiten zu einem blasenartigen unpaaren Ausführgang, der auch die Ausführgänge einer Speicheldrüse in sich aufnimmt. Der gesamte Komplex von Ausführgängen weist die gleiche cytologische Struktur und eine kutikulare Intima auf (Nassonow 1887, Chaudonneret 1950).

Material und Methode

Die Silberfischchen stammten zum großen Teil aus den Bienenhäusern des Zoologischen Instituts und wurden in Petrischalen weitergezüchtet[2] (Laibach 1952). Im Gegensatz zu *Lepisma saccharina* L. kamen Freilandtiere aus Kreta und Südfrankreich (*Ctenolepisma lineata* Fb., *Ct. ciliata* Duf. und *Thermobia aegyptiaca* Luc.) in Gefangenschaft nicht zur Vermehrung, obwohl Exemplare der Gattung *Ctenolepisma* über zwei Jahre lang gehalten werden konnten.

---

[1] D 188. Gekürzte Fassung einer Dissertation an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Freien Universität Berlin. Die Originalarbeit mit sämtlichen Abbildungen befindet sich im I. Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin. Über die Ergebnisse ist in einem Kurzreferat auf der 62. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Innsbruck 1968 berichtet worden.

[2] Für die Überlassung von Silberfischchen und wertvolle Hinweise für ihre Zucht danke ich Frau Dr. E. Döhring.

Für die elektronenmikroskopische Untersuchung wurden Labien oder ganze Köpfe nach folgenden Methoden fixiert:

1. Glutaraldehyd nach SABATINI (1963) bei pH 7,1, danach Osmiumsäure nach PALADE (1952) bei pH 7,1 mit einem Zusatz von 0,62 % NaCl.

2. Glutaraldehyd nach SABATINI (1963) und Osmiumsäure nach MILLONIG (1962).

3. 1 % Osmiumsäure mit 0,3 % Silberacetat oder 1 % Kaliumantimonat (KOMNICK 1962). Der Nachweis einer besonderen Konzentration von Chlorid- bzw. Natriumionen ist jedoch bisher nicht gelungen.

4. Für den Nachweis von saurer Phosphatase wurden die Objekte drei Minuten in Osmiumsäure (PALADE 1952) vorfixiert, kurz ausgewaschen und eine Stunde bei 37° C in Gömöri-Medium inkubiert (PEARSE 1961). Nach kurzem Auswaschen erfolgte die Nachfixierung in Osmiumsäure während 45 Minuten.

Als Einbettungsmittel wurden a) Methacrylat und b) Vestopal W verwendet. Die Dünnschnitte wurden mit dem LKB Ultrotom hergestellt und mit Uranylacetat kontrastiert (STRUGGER 1956). Bei Vestopal W als Einbettungsmittel wurde zusätzlich mit Bleicitrat kontrasiert (REYNOLDS 1963).

Die Untersuchung der Schnitte erfolgte zumeist am Siemens Elmiskop II, außerdem am Elmiskop I.

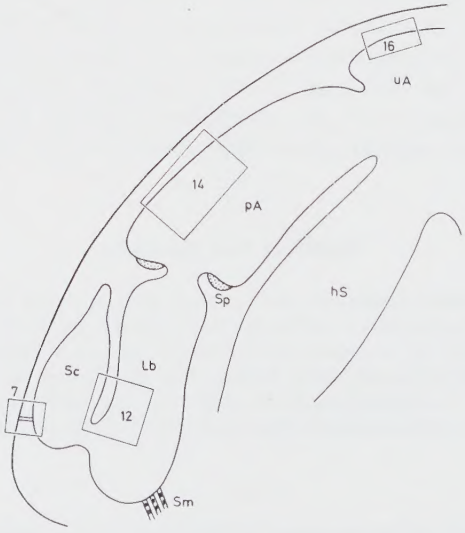


Abb. 1. Schema der Labialniere von *Lepisma saccharina* L. (Aufsicht auf die linke Hälfte des Labiums).
hS Ausführgang der hinteren Speicheldrüse, Lb Labyrinth, pA paariger Ausführgang der Labialniere, Sc Sacculus, Sm Suspensormuskeln, Sp Sphinkter, uA unpaarer Ausführgang. Die Zahlen geben die Nummern elektronenmikroskopischer Abbildungen wieder.

Elektronenmikroskopische Ergebnisse

a) Der Sacculus

Der Sacculus soll als der blind geschlossene Anfangsteil der Labialniere zuerst besprochen werden, dazu gibt Abb. 1 einen Überblick über die ungefähre Lage verschiedener Dünnschnitte.

Von der Hämolymphe ist das eigentliche Sacculusepithel durch eine ca. 25 nm dicke Basalmembran getrennt. Sie tritt an manchen Stellen mit der Basalmembran des Labyrinths in Beziehung, andererseits stellen bindegewebsartige Zellen die Verbindung zum Integument her (Abb. 7). Diese Zellen sind gestreckt und stegartig, über sie setzt sich die Sacculusbasalmembran direkt in die Basalmembran der Epidermis fort.

Mit einem beträchtlichen Anteil seiner Fläche grenzt der Sacculus an Blutlakunen, in denen häufig freie Zellen gefunden werden. Inwiefern es sich dabei um Hämocyten (Makronucleocyten) oder um freie Nephrocyten handelt, kann nicht entschieden werden. Sie enthalten entweder Golgiapparate, endoplasmatisches Retikulum, zahlreiche Vesikeln und kleine Vakuolen (⌀ ca. 300 nm) mit dunklem Inhalt (Abb. 2), daneben größere helle Vakuolen und Körper mit konzentrischer lamellärer Struktur oder seltener große „Einschlußkörper", wie sie auch in Zellen der Labialniere auftreten. In einem Fall sind deutlich Mikrotubuli erkennbar (Abb. 2).

Das Cytoplasma der Sacculuszellen ist im Basalbereich in Ausläufer aufgeteilt, ihre Fortsätze liegen der Basalmembran an und sind untereinander durch eine zarte Zwischenmembran verbunden (Abb. 6). In manchen Fällen erscheint die Zwischenmembran als Doppelstruktur (Abb. 3), auch werden Zwischenmembranen vereinzelt weiter apikal gefunden (Abb. 6). Der Abstand zwischen den Zellfortsätzen (Pedicellen) beträgt an der Basalmembran 25—30 nm. Wo Zellausläufer in breiterer Fläche aneinander grenzen, sind zwischen ihren Zellwänden Desmosomen ausgebildet (Abb. 3 und 6), sie zeigen die typischen säulenartigen Verbindungen zwischen den äußeren Mucopolysaccharidschichten beider Zellmembranen, wie sie bereits verschiedentlich beschrieben worden sind (Kelly 1966).

Das basale System von Lückenräumen steht mit dem Sacculuslumen in direkter Verbindung. An den Zellausläufern sind häufig Pinocytosevesikeln erkennbar (Abb. 5), sie scheinen sich zu größeren Vakuolen zu vereinigen (⌀ 0,4—0,6 µm). Daneben treten kleine und größere Vakuolen mit elektronendichtem Inhalt auf. Es wird vermutet, daß sie abbauende Enzyme enthalten und mit den hellen Vakuolen, in denen phagocytierte Substanzen vorhanden sind, in Verbindung treten, sodaß auf diese Weise Lysosomen entstehen (de Duve 1963). Mit der Nachweis-

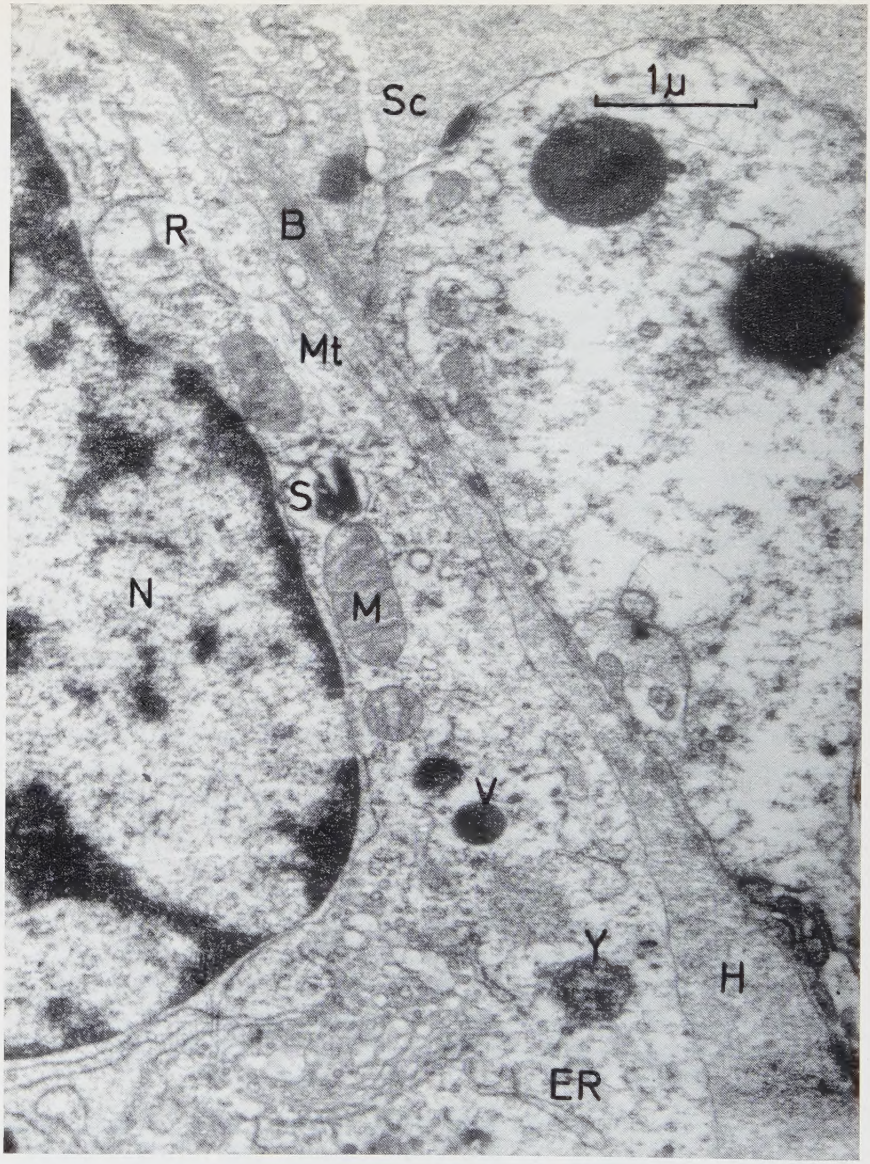


Abb. 2. Blutzelle der Basalmembran des Sacculus anliegend.
B Basalmembran, ER endoplasmatisches Retikulum, H Hämolymphe, M Mitochondrium, Mt Mikrotubuli, N Nukleus, R Ribosomen, S „Einschlußkörper", Sc Sacculus, V Vakuole, Y Lysosom.
Elmi-Vergr. 7 000×, Fixierung: 2 b

methode für saure Phosphatase nach Gömöri (Pearse 1961) konnte an bestimmten Stellen der Sacculuszellen ein elektronendichter Niederschlag erzielt werden (Abb. 4a).

Weiterhin können im Cytoplasma Vakuolen mit feinen Granula enthalten sein, sowie größere „Einschlußkörper", die aus spindel- und hantelförmigen oder rundlichen Gebilden bestehen. Diese sind elektronendicht und jeweils wieder von einer Membran umgeben (Abb. 5). Die „Einschlußkörper" werden in das Sacculuslumen abgegeben, wo sie zunächst ihren Zusammenhalt bewahren, sich aber später auflösen.

Endoplasmatisches Retikulum und Golgiapparate sind in den Sacculuszellen seltener beobachtet worden, auch Mitochondrien treten nur vereinzelt auf und sind relativ klein. Die Zellkerne liegen im medianen Teil der Zellen. Während an Querschnitten durch den Sacculus die Zugehörigkeit einzelner Ausläufer zu bestimmten Zellen nicht festgestellt werden kann, zeigten Flachschnitte, daß eine einzelne Zelle Ausläufer

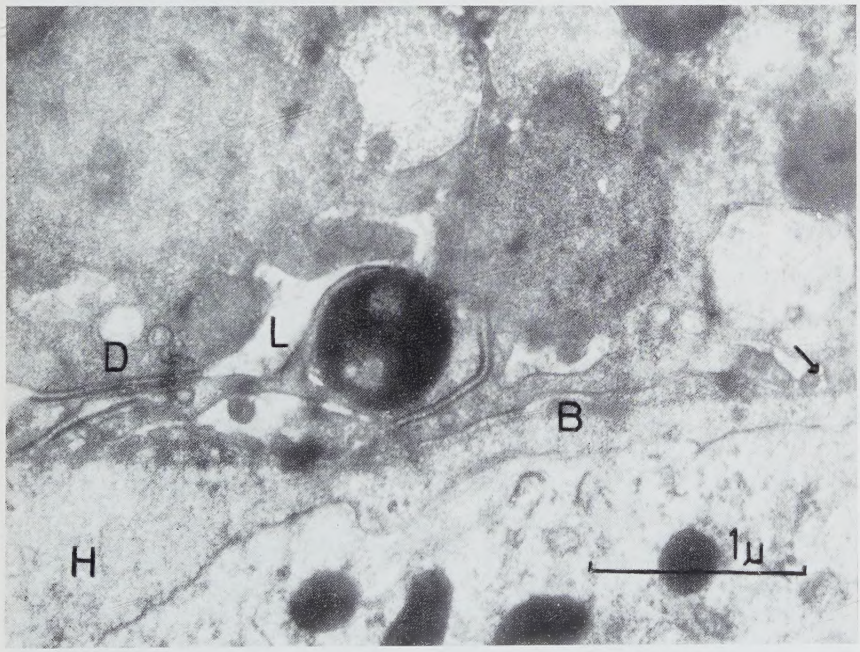


Abb. 3. Basalregion einer Sacculuszelle.
B Basalmembran, D Desmosom, H Hämolymphe, L basales Lückensystem, Die Zwischenmembran (Diaphragma) an den Pedizellen kann doppelt angelegt sein (Pfeil).
Elmi-Vergr. 7 000×, Fixierung: 2 b

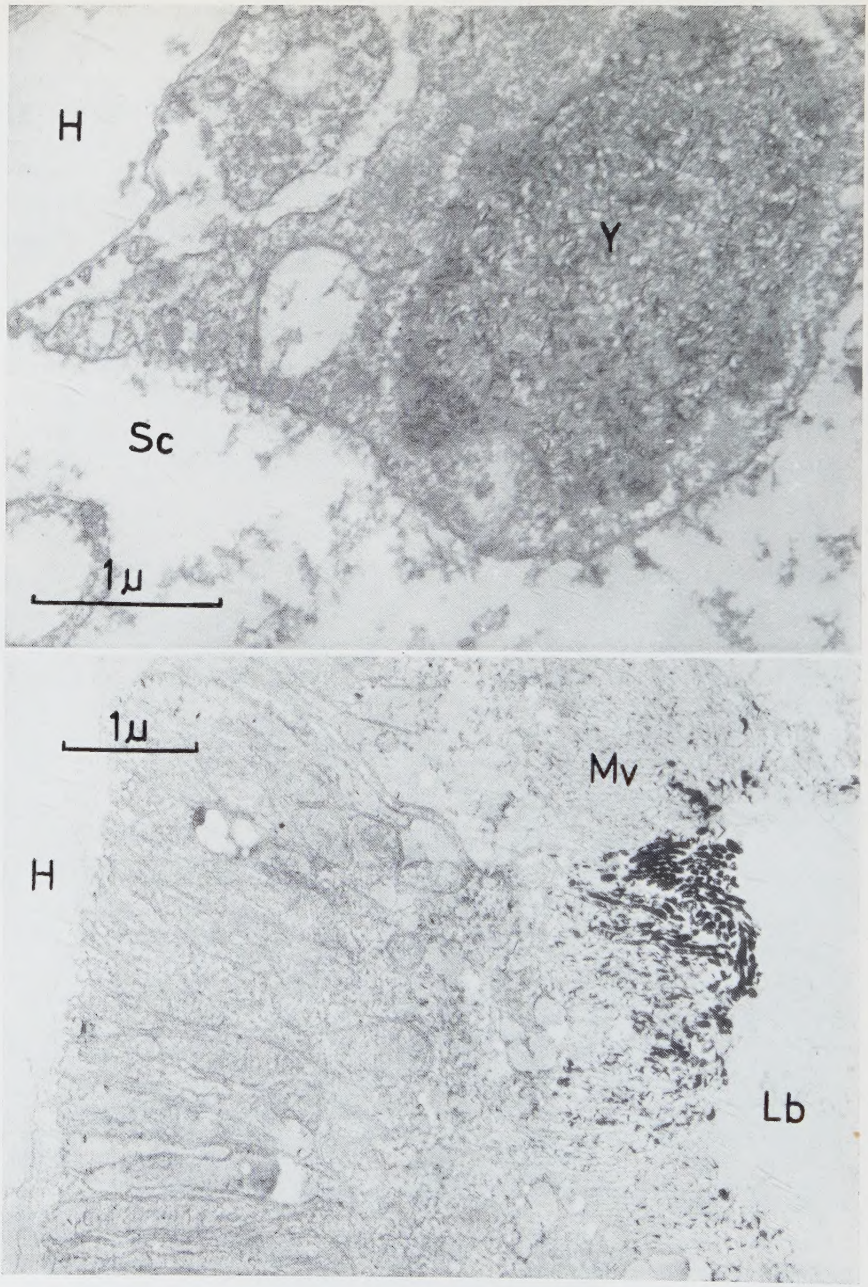


Abb. 4. Cytochemischer Nachweis von saurer Phophomonoesterase. a) an einer Sacculuszelle, b) im Labyrinth.
H Hämolymphe, Lb Lumen des Labyrinths, Mv Mikrovilli, Sc Sacculuslumen, Y Lysosom.
a) Elmi-Vergr. 10 000×, Fixierung: 4 b
b) Elmi-Vergr. 5 000×, Fixierung: 4 b, nicht kontrastiert.

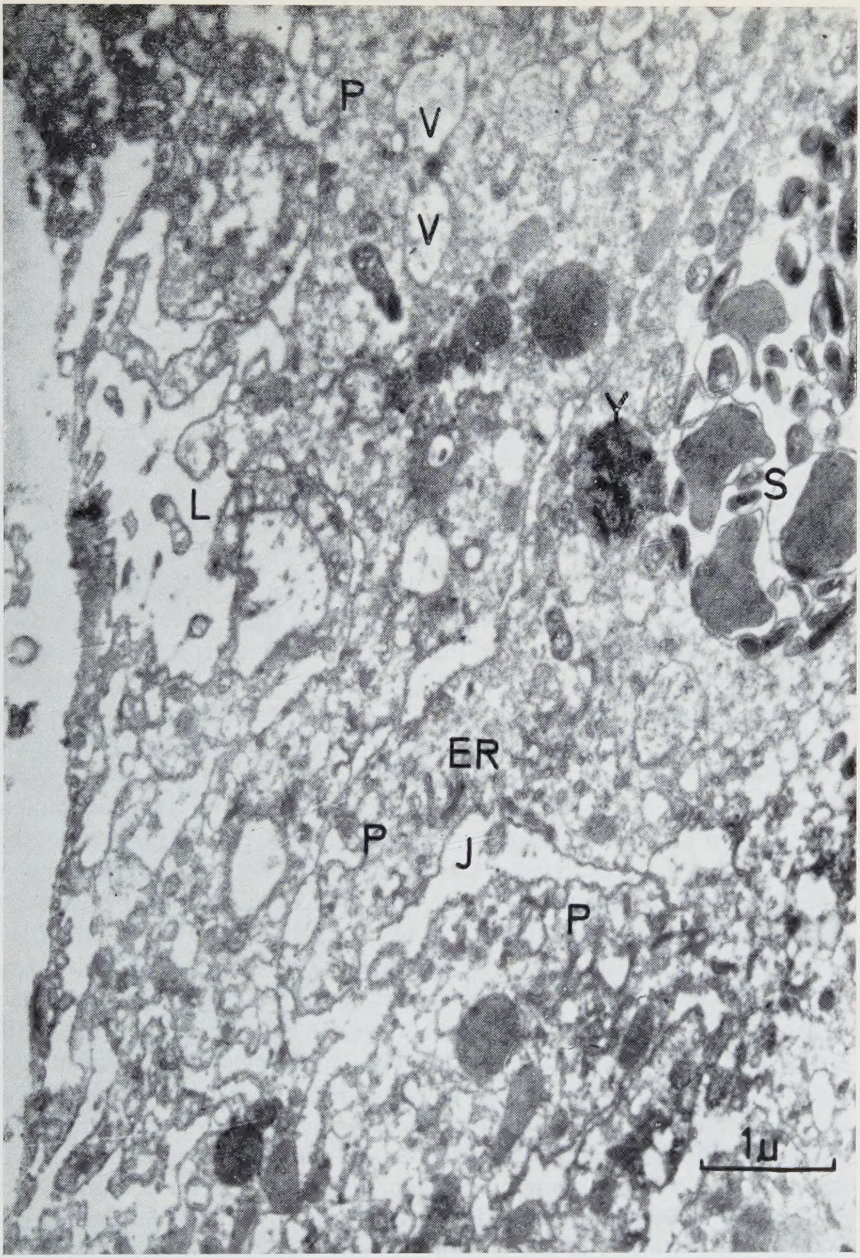


Abb. 5. Sacculuszelle mit „Einschlußkörpern".
ER endoplasmatisches Retikulum, I Interzellularraum, L basales Lückensystem, P Pinocytosevesikel, S „Einschlußkörper", der als Endprodukt von Lysosomen angesehen wird; V Vakuole, Y Lysosom.
Elmi-Vergr. 7 000×, Fixierung: 1 a

über ziemliche Entfernungen entsendet. An derartigen Flachschnitten kann leicht der Eindruck entstehen, daß gar kein Sacculuslumen vorhanden ist und das basale Lückensystem die einzige Verbindung zum Labyrinth herstellt. Das ist jedoch, wie aus anderen Beobachtungen hervorgeht, nicht der Fall.

b) Das Labyrinth

An den Sacculus schließt sich das Labyrinth als gerader, nicht aufgewundener Kanal an. Die Zellen sind gegen die Hämolymphe durch eine fibrilläre Basalmembran von 100—120 nm Dicke abgegrenzt (Abb. 9). Im Gegensatz zum Sacculus, wo eine Versorgung mit Tracheen überhaupt nicht in Erscheinung tritt, ist das Labyrinth gut versorgt, wenn auch in den Zellen keine Anschnitte von Tracheenendzellen gefunden werden. Benachbarte Labyrinthzellen sind stark miteinander verzahnt, an ihren lateralen Zellgrenzen treten kurz unterhalb des Lumens Schlußleisten auf (Abb. 10), manchmal schließen sich daran nach basal septierte Desmosomen an (Abb. 8), die über mehr oder weniger lange Strecken die benachbarten Zellmembranen verbinden. In basalen Bereichen von Zellgrenzen findet man oft Anschnitte von membranumschlossenen Zellkompartimenten. Theoretisch kann es sich dabei um Verzahnungen von Ausläufern verschiedener Zellen handeln oder um Bildungen einer einzigen Zelle. Da in den von den lateralen Zellgrenzen weiter entfernten Bereichen auch Einfaltungen der basalen Zellmembran auftreten, die in sich zurücklaufen (Abb. 9), kann angenommen werden, daß das unübersichtliche System von Membranen in der basalen Hälfte der Labyrinthzellen mindestens zum Teil durch Einfaltungen der Einzelzelle gebildet wird. Die cytoplasmatischen Räume zwischen den basalen Einfaltungen der Zellmembran sind sehr reich an Mitochondrien, die meist mit ihrer Längsachse in Richtung der Einfaltungen, also radial zum Lumen des Labyrinths ausgerichtet sind. Die Cristae liegen meist senkrecht zur Längsachse der Mitochondrien. Andere Zellorganellen sind in der Region der basalen Zellmembraneinfaltungen kaum angetroffen worden, nur selten wurden einige kleine multivesikuläre Körper gefunden. In der zentralen Zellregion liegt der ovale, manchmal etwas gelappte Nucleus. Basal und seitlich von ihm enden die basalen Zellmembraneinfaltungen. Sie sind an ihren Enden oft köpfchenartig verdickt als schnürten sie Vesikeln von 50—60 nm Durchmesser ab. Seltener ist die Fraktionierung von Membraneinfaltungen in ganze Vesikelketten, wie sie in Abb. 9 erkennbar ist. In direkter Nachbarschaft der Vesikelketten findet sich hier auch granuläres endoplasmatisches Retikulum.

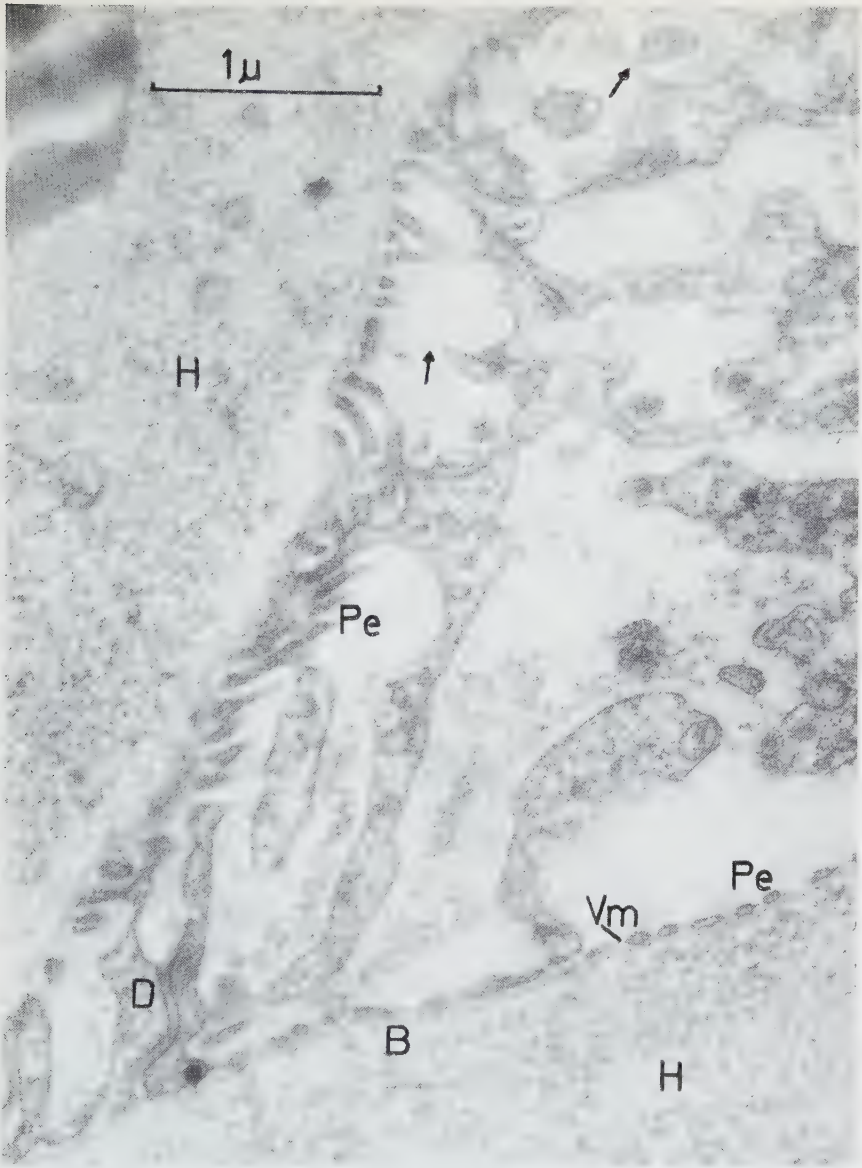


Abb. 6. Sacculusbereich mit Pedizellen im Quer- und Längsschnitt.
B Basalmembran, D Desmosom, H Hämolymphe, Pe Pedizellen, Vm Zwischenmembran (Diaphragma), die auch weiter von der Basalmembran entfernt auftreten kann (Pfeile).
Elmi-Vergr. 10 000×, Fixierung: 3 b

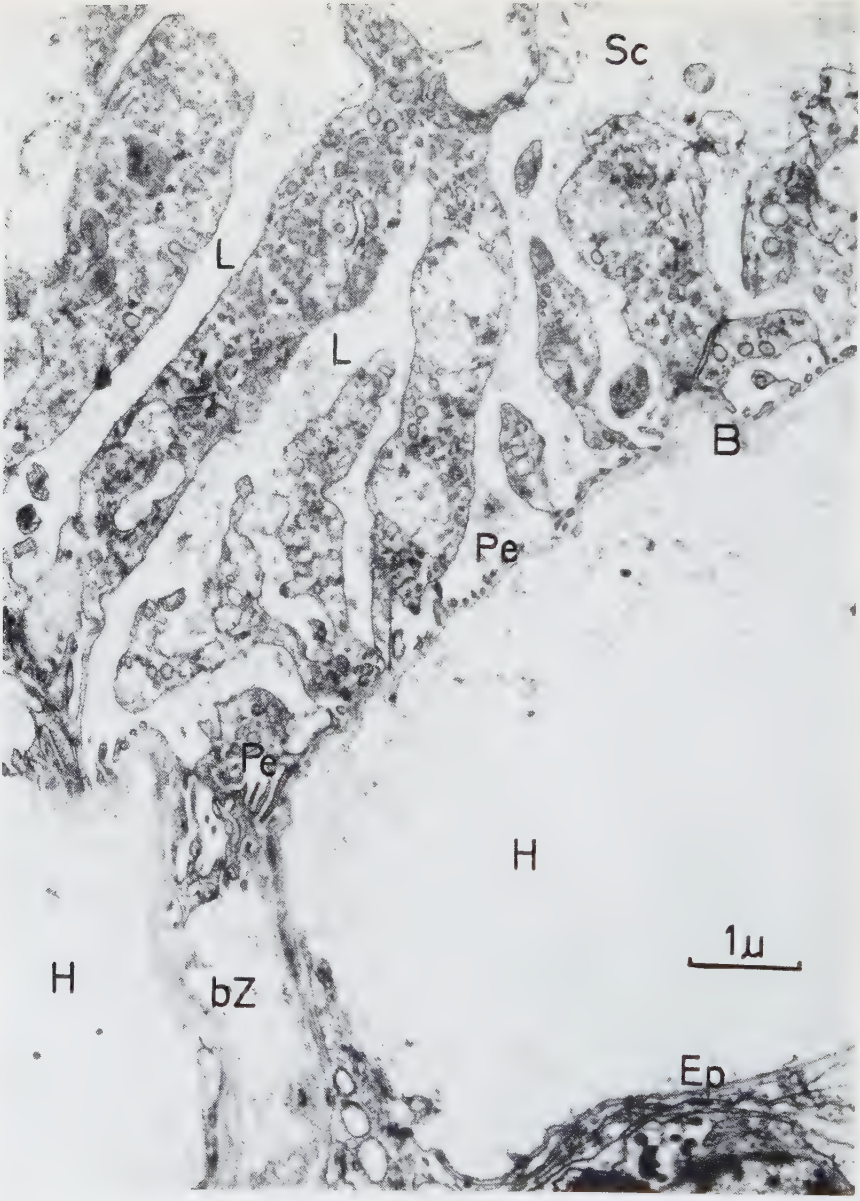


Abb. 7. Basalregion des Sacculus mit bindegewebiger Zelle, die die Verbindung zum Integument herstellt.
B Basalmembran, bZ bindegewebige Zelle, Ep Epidermis, H Hämolymphe, L basales Lückensystem, Pe Pedizellen, Sc Sacculus.
Elmi-Vergr. 5 000×, Fixierung: 3 b

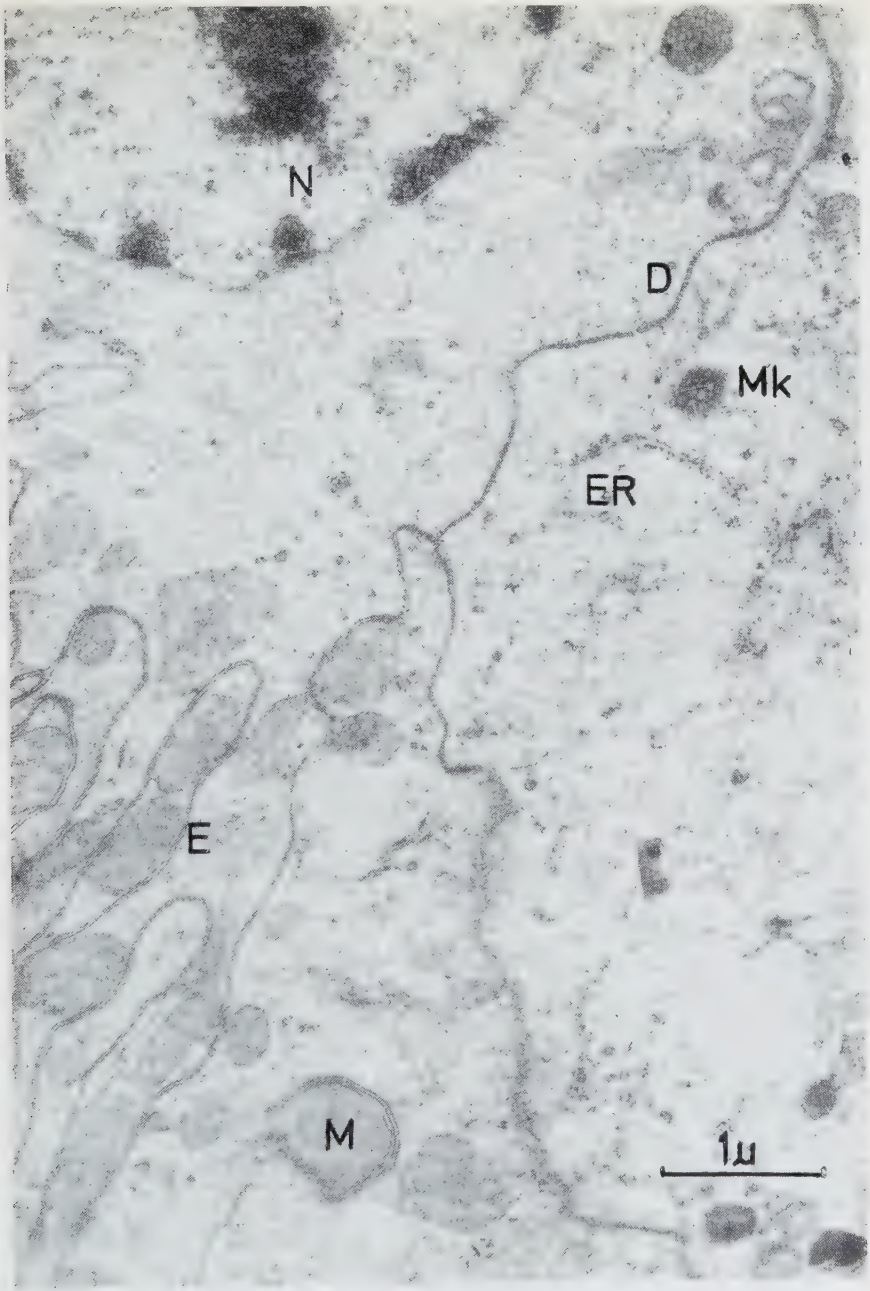


Abb. 8. Schrägschnitt durch drei Labyrinthzellen.
D Desmosom, E basale Einfaltungen, ER endoplasmatisches Retikulum, M Mitochondrium, Mk multivesikulärer Körper, N Nukleus.
Elmi-Vergr. 7 000×, Fixierung: 1 b

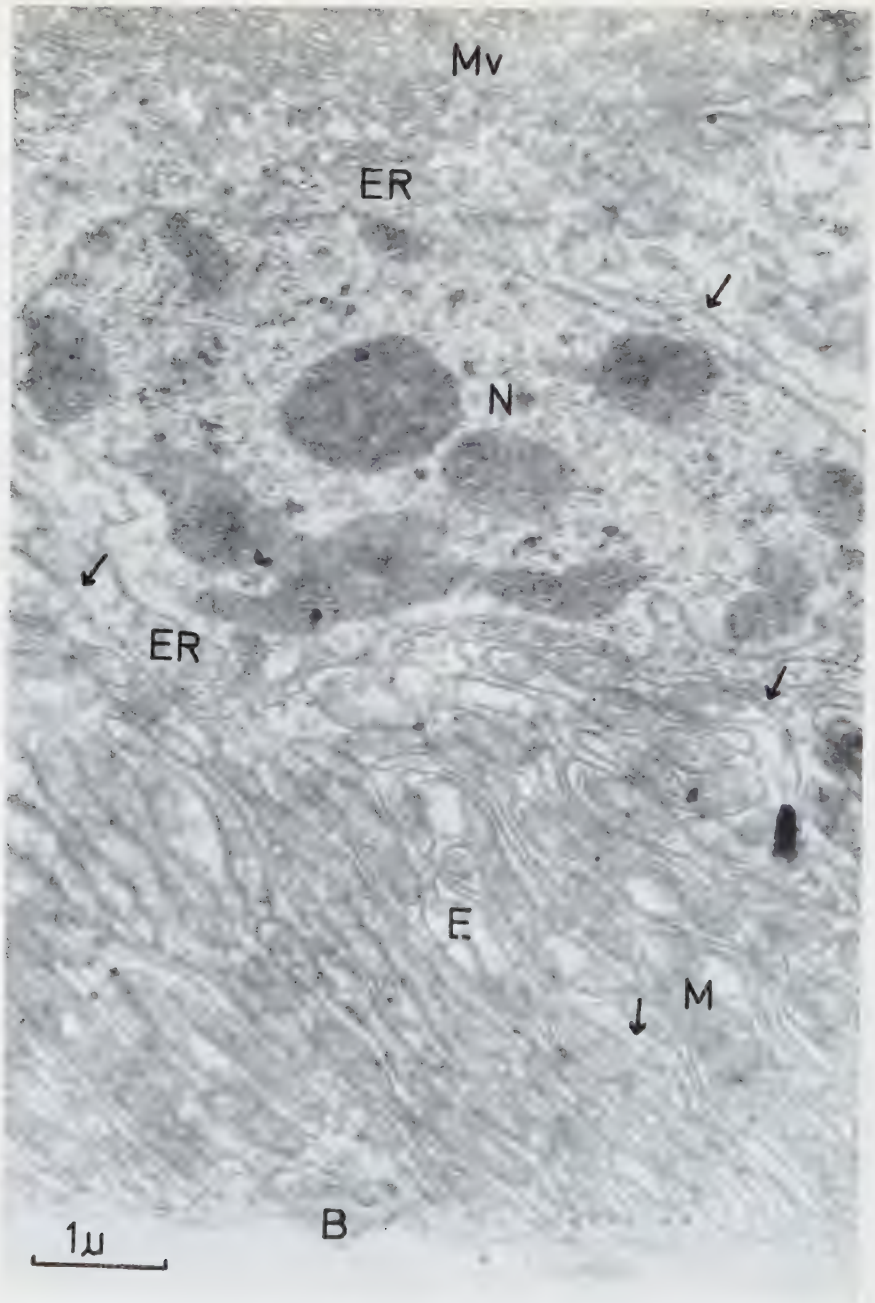


Abb. 9. Labyrinthzelle.
B Basalmembran, E basale Einfaltungen, die sich stellenweise in Vesikeln aufzulösen scheinen (Pfeile); ER endoplasmatisches Retikulum, M Mitochondrium, Mv Mikrovilli, N Nukleus.
Elmi-Vergr. 7 000×, Fixierung: 2 b

Das Cytoplasma um den Kern und in der apikalen Zellhälfte kann sehr verschiedenartig gestaltet sein. In manchen Fällen erscheint es ziemlich leer und ohne besondere Zellorganellen, nur vereinzelt sind Ansammlungen von Vesikeln und Ribosomen sowie einzelne multivesikuläre Körper und rundliche Mitochondrien zu finden. In anderen Zellen ist das zentrale und apikale Cytoplasma voll von Golgiapparaten und Ribosomen oder granulärem endoplasmatischem Retikulum (Abb. 10). Mitochondrien sind dann ebenfalls häufiger. Dieser Reichtum an Zellorganellen deutet auf eine besonders aktive Phase der Labyrinthzellen hin.

In einer weiteren Aktionsphase der Labyrinthzellen ist die apikale Hälfte des Cytoplasmas mit „Einschlußkörpern" angefüllt, wie sie bereits für die Sacculuszellen beschrieben worden sind. Neben hantel- und halbmondförmigen, elektronendichten und membranumschlossenen Gebilden werden in ihnen auch rundliche Vakuolen mit granulärem Inhalt beobachtet (Abb. 11). In Zusammenhang mit den „Einschlußkörpern" stehen offensichtlich auch Strukturen, die aus mehreren oft konzentrisch angeordneten Membranen aufgebaut sind und kleine Vesikeln enthalten können (Abb. 11). Ganz ähnliche Strukturen sind aus der Literatur bekannt und verschiedentlich im Zusammenhang mit anderen Zellorganellen beschrieben worden (Baccetti 1967, Öztan 1966), über die Funktion dieser „whorls" ist bisher nichts genaues bekannt.

Die Einschlußkörper werden unter Zerreißung des apikalen Mikrovillisaums in das Lumen des Labyrinths abgegeben, wo sie zunächst ihren Zusammenhalt bewahren (Abb. 12). Dieser Sekretionsprozeß muß als Ende eines Funktionszyklus betrachtet werden, in den die oben beschriebenen Erscheinungsbilder der Labyrinthzellen gehören. Wie die genaue Reihenfolge der Erscheinungsbilder ist, kann jedoch mit den morphologischen Befunden allein nur unvollkommen geklärt werden.

Die Lumenseite der Labyrinthzellen zeigt, wie schon erwähnt, einen dichten Mikrovillisaum, der schon von Bruntz (1908) als Bürstensaum beschrieben wurde und das Labyrinth von *Lepisma* in seiner ganzen Länge kennzeichnet. Im Innern der Mikrovilli erscheint das Cytoplasma dichter. Mitochondrien sind in den Mikrovilli nicht vorhanden. Bei der Reaktion auf saure Phosphatase wurde auch am Mikrovillisaum stellenweise ein positives Ergebnis erzielt (Abb. 4 b).

c) Paariger und unpaarer Ausführgang

Über eine sehr kurze halsartige Verengung steht das Labyrinth mit dem paarigen Ausführgang in Verbindung, dessen Anfangsteil von einem Sphinkter umgeben ist. In ihrer Feinstruktur sind die Zellen des

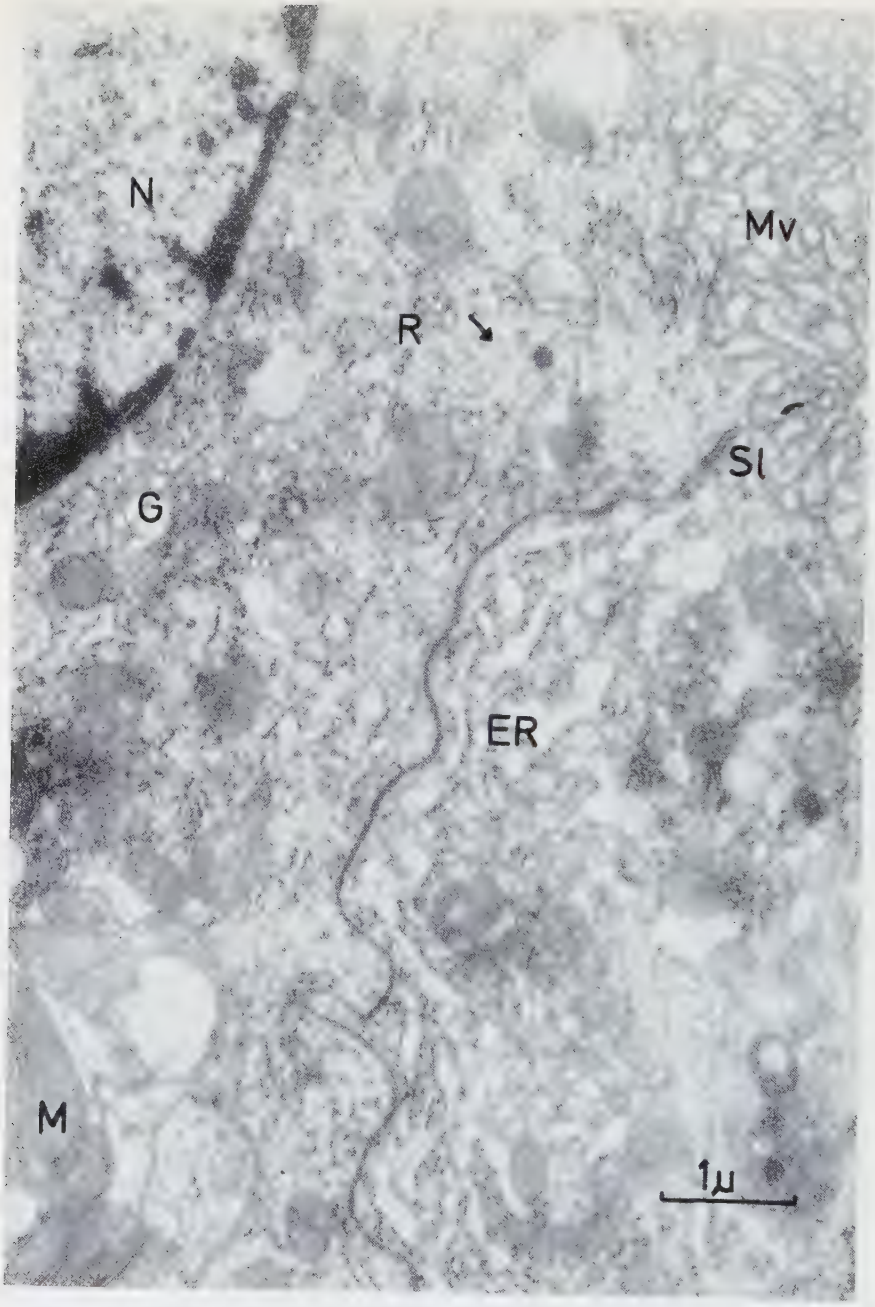


Abb. 10. Apikalregion zweier Labyrinthzellen.
ER endoplasmatisches Retikulum, G Golgiapparat, M Mitochondrium, Mv Mikrovilli, N Nukleus, R Polyribosomen, Sl Schlußleiste. Im Cytoplasma liegen zahlreiche kleine Vesikeln (Pfeil).
Elmi-Vergr. 7 000×, Fixierung: 2 b

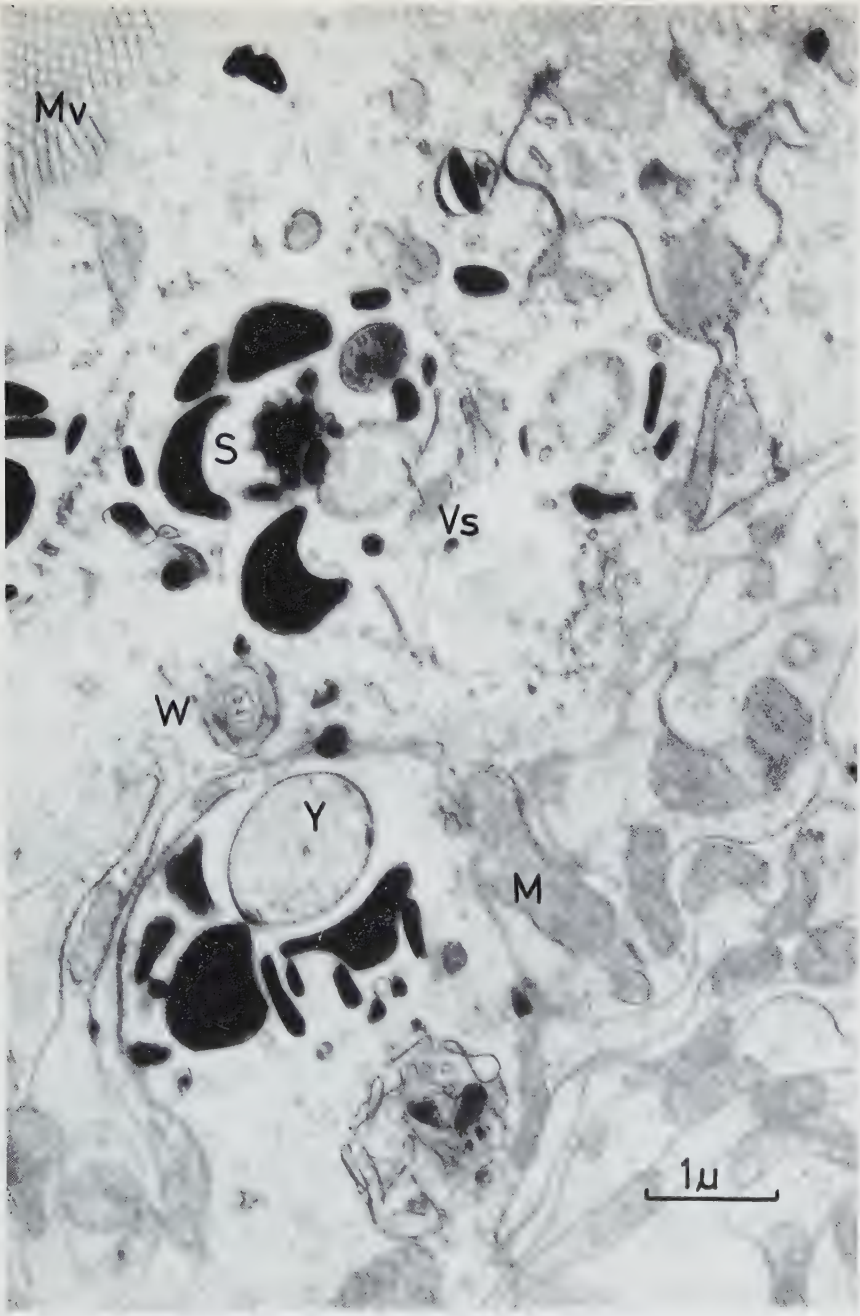


Abb. 11. Apikalregion einer Labyrinthzelle mit „Einschlußkörpern". M Mitochondrium, Mv Mikrovilli, S „Einschlußkörper", die als Endprodukte von Lysosomen betrachtet werden; Vs Vesikel, W „whorl", Y Lysosom. Elmi-Vergr. 7 000×, Fixierung: 1 b

paarigen und des unpaaren Ausführganges prinzipiell gleich (Abb. 14 und 16), weshalb beide Abschnitte auch gemeinsam behandelt werden können:

In ihrem polaren Aufbau mit basalen und apikalen Flächenvergrößerungen durch Zellmembraneinfaltungen und Mikrovilli erinnern die Zellen des Ausführganges an die des Labyrinths. Das Lumen ist hier

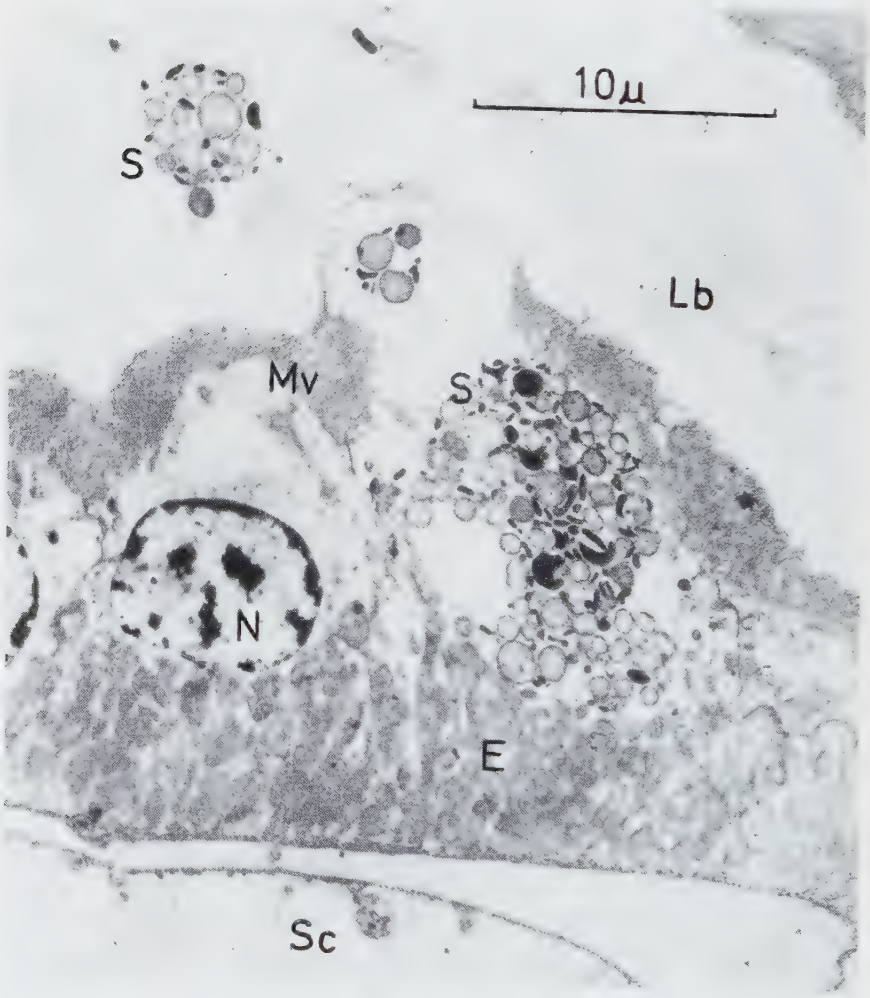


Abb. 12. Labyrinthzelle in der Sekretionsphase.
E basale Einfaltungen, Lb Lumen des Labyrinths, Mv Mikrovilli, S „Einschlußkörper", Sc Sacculus.
Elmi-Vergr. 1 300×. Fixierung: 1 b

jedoch mit einer kutikularen Intima ausgekleidet, die augenscheinlich aus vier Schichten besteht (Abb. 13). Die äußeren drei, sehr dünnen Schichten bilden die Epicuticula, darunter liegt die dickere Endocuticula, deren einzelne Strukturelemente den Eindruck eines schichtweisen Aufbaues entstehen lassen (Noble-Nesbitt 1963). Unter der Intima ist ein Mikrovillisaum mehr oder weniger stark entwickelt. Bei sehr dichter Lage schließen die Mikrovilli eng aneinander und an die Intima an, so daß der Eindruck von apikalen Zellmembraneinfaltungen entsteht. Be-

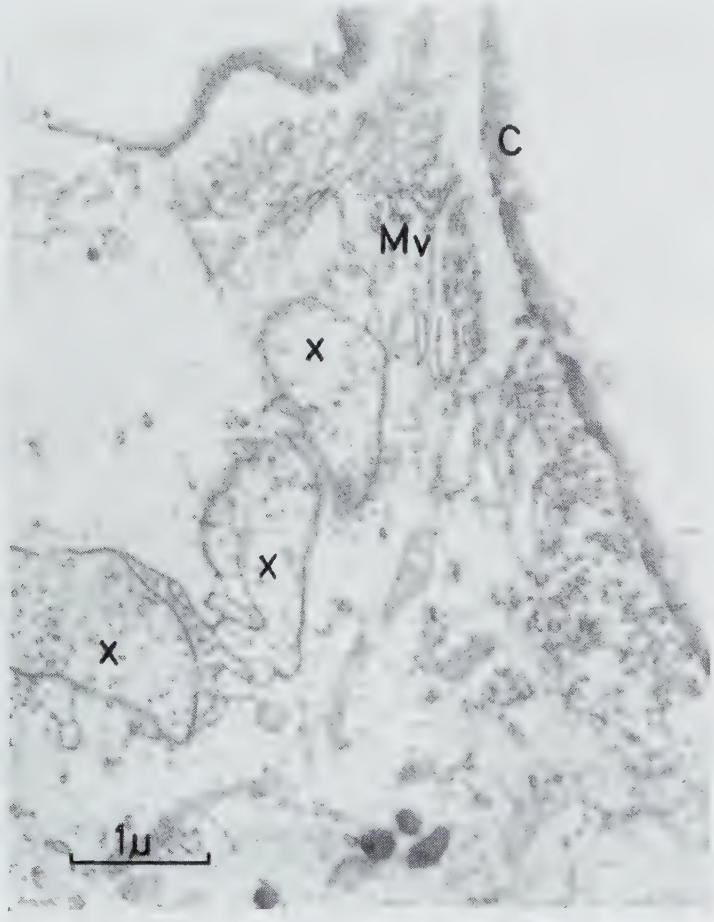


Abb. 13. Apikalregion einer Zelle des paarigen Ausführganges. C kutikulare Intima, Mv Mikrovilli, x Anschnitte von Ausläufern weiterer Zellen.
Elmi-Vergr. 7 000×, Fixierung: 3 b

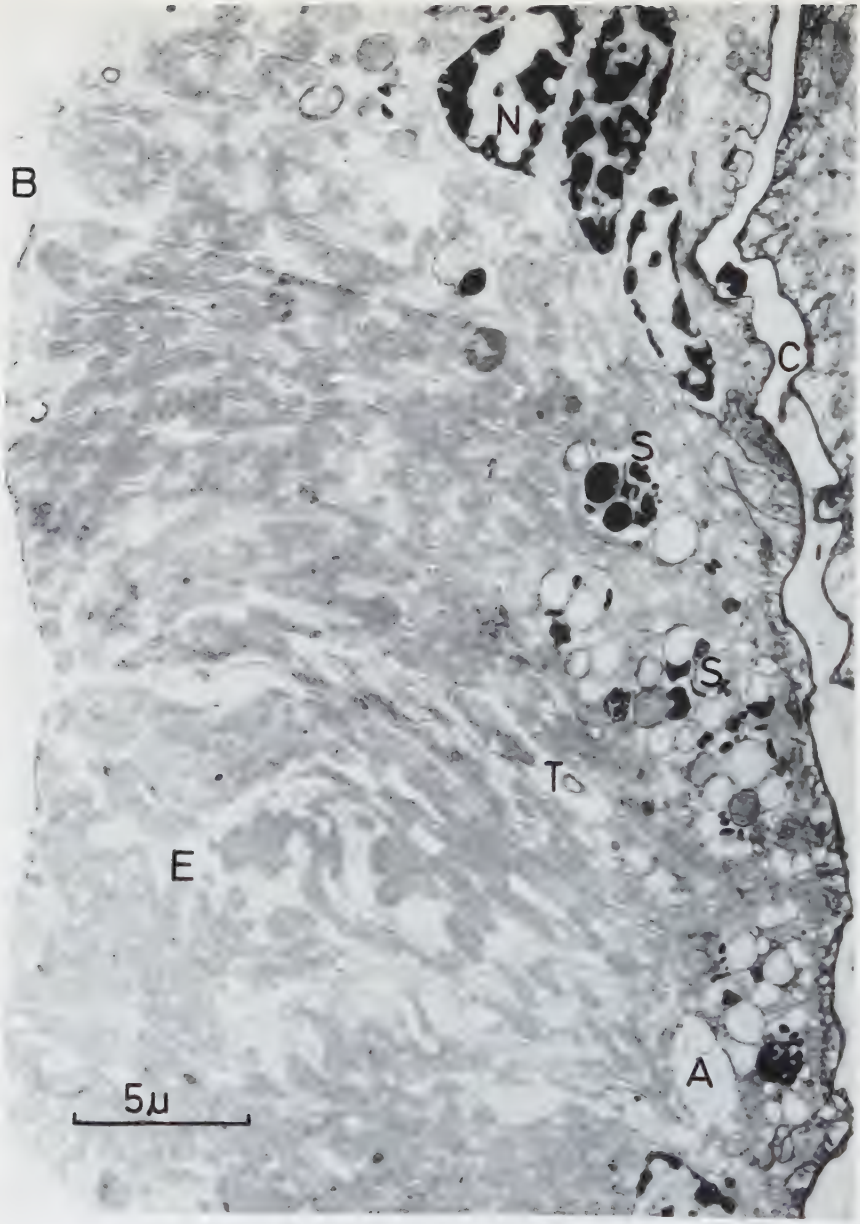


Abb. 14. Zellen des paarigen Ausführganges der Labialniere.
A Axon, B Basalmembran, C kutikuläre Intima, E basale Einfaltungen, N Nukleus, S „Einschlußkörper", T Tracheole.
Elmi-Vergr. 1 300×. Fixierung: 1 b

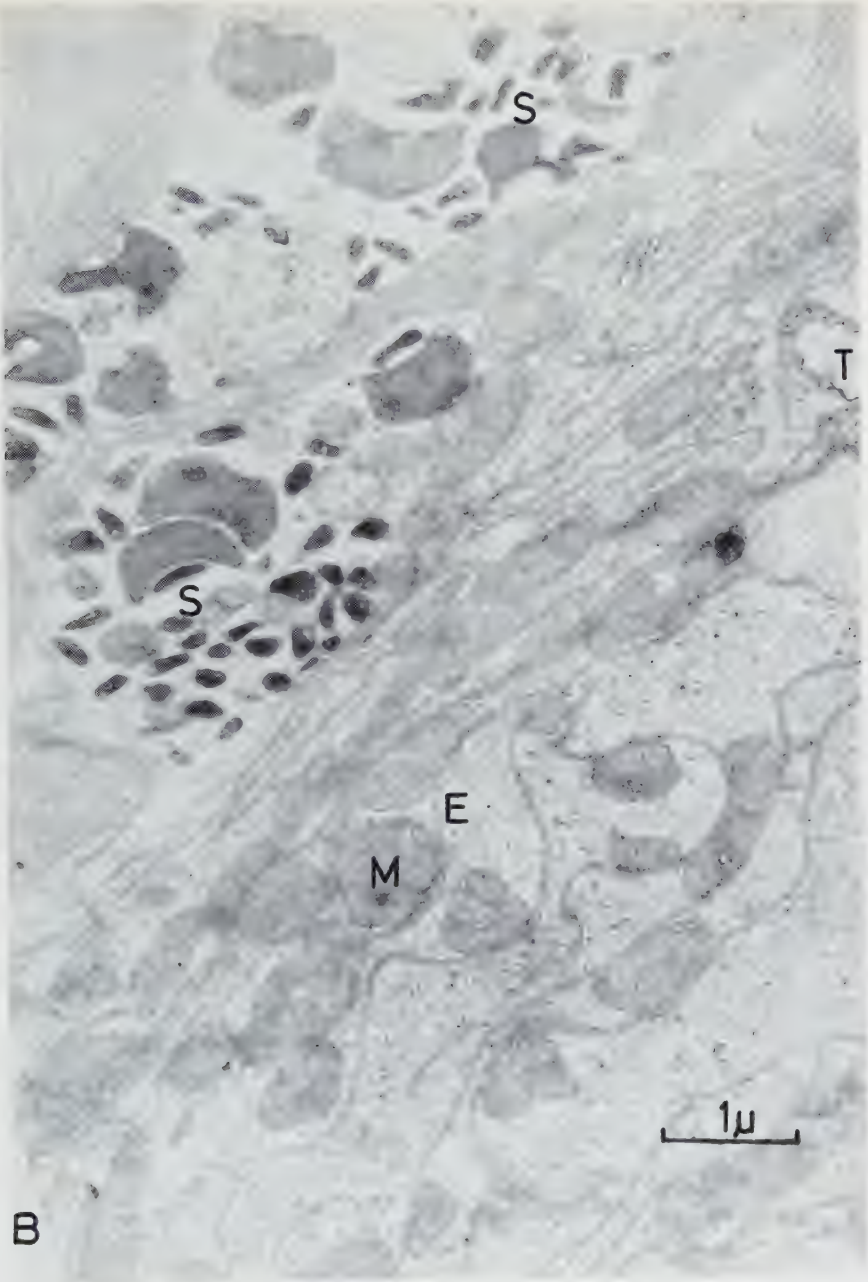


Abb. 15. Basalregion einer Zelle des paarigen Ausführganges.
B Basalmembran, E basale Einfaltungen, M Mitochondrium, S „Einschlußkörper", T Tracheole.
Elmi-Vergr. 7 000×, Fixierung: 1 b

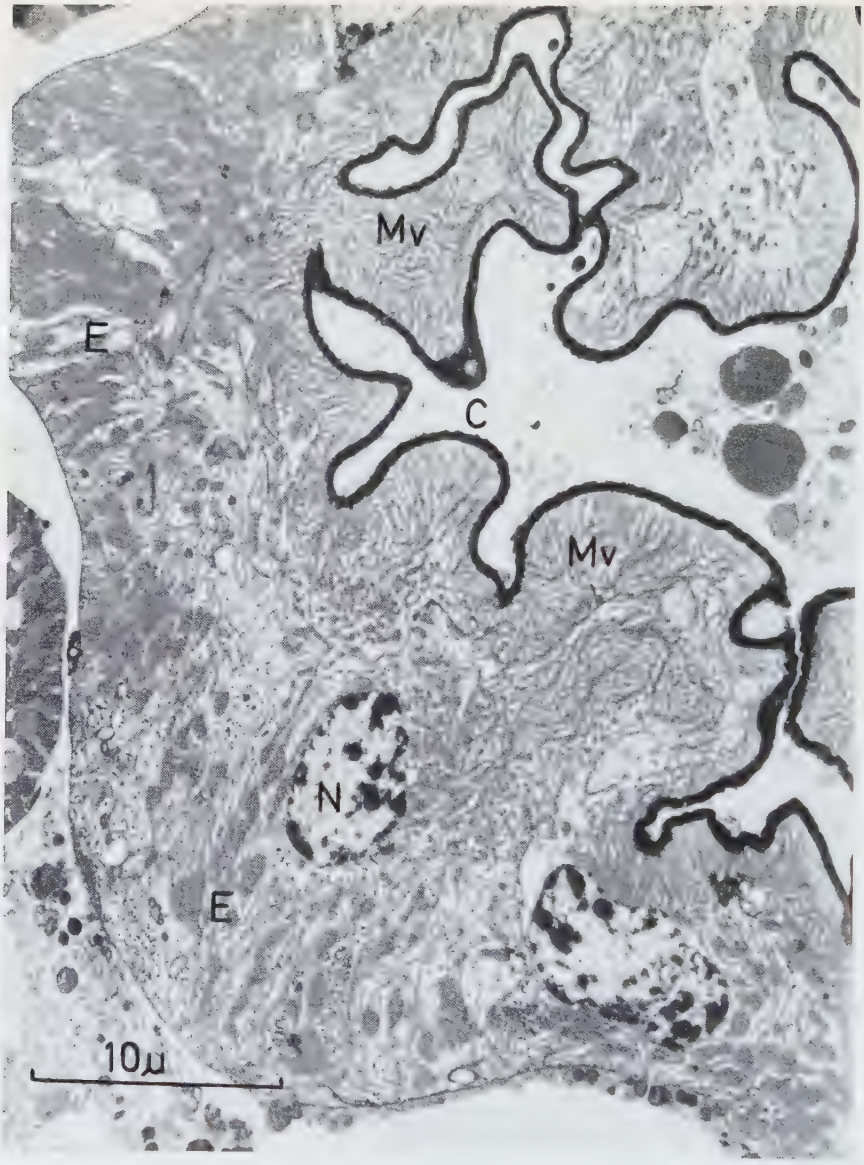


Abb. 16. Zellen des unpaaren Ausführganges.
C kutikulare Intima, E basale Einfaltungen, Mv Mikrovilli, N Nukleus.
Elmi-Vergr. 1 300×, Fixierung: 1 a

sonders exzessiv kann die Oberflächenvergrößerung durch Mikrovilli an den ohnehin schon stark gebuchteten Zellen des unpaaren Ausführganges sein (Abb. 16).

Die Kerne liegen in der apikalen Hälfte der Zellen und sind oft dem Lumen genähert (Abb. 14). Im apikalen Cytoplasma finden sich einzelne Zisternen von granulärem endoplasmatischem Retikulum, Mitochondrien und Vakuolen mit meist hellem Inhalt.

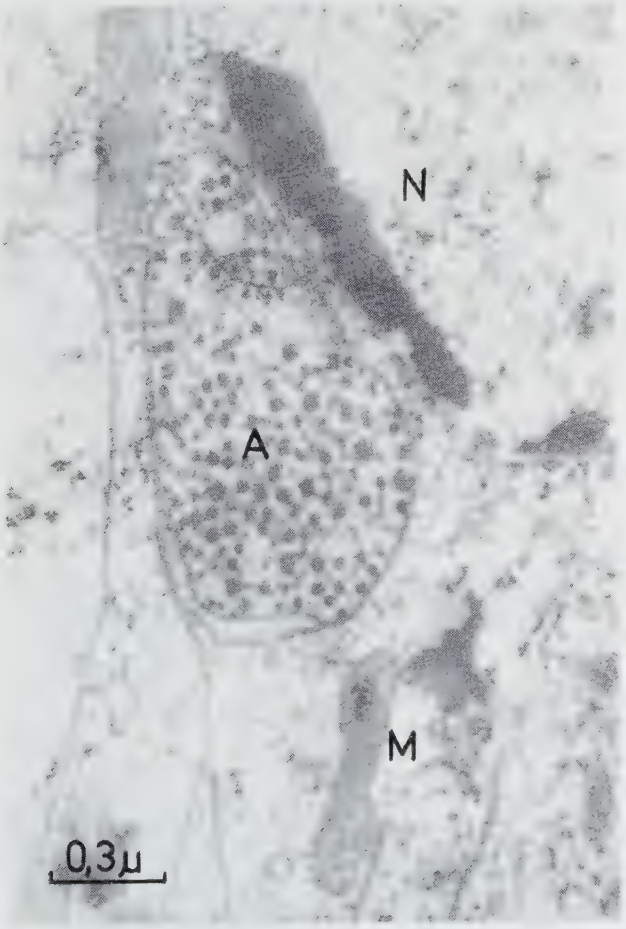
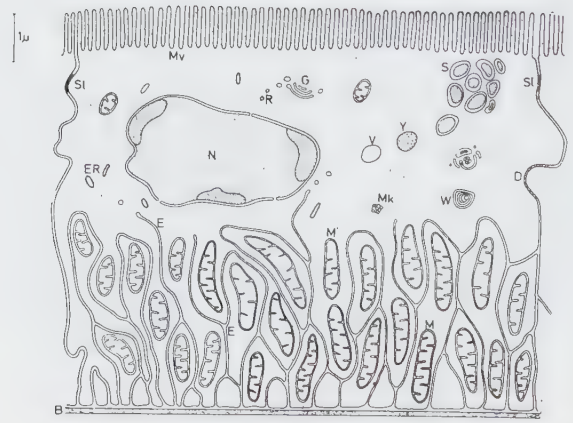


Abb. 17. Kernregion einer Zelle des paarigen Ausführganges. A Axon, M Mitochondrium, N Nukleus. Elmi-Vergr. 15 000×, Fixierung: 1 b

Der basale Zellbereich wird von Einfaltungen der Zellmembran und Mitochondrien eingenommen, wobei die Membraneinfaltungen nicht nur von der basalen sondern auch von der lateralen Zellmembran ausgehen können. Ebenso, wie das im Labyrinth der Fall ist, laufen sie oft in sich zurück, während an ihrem blinden Ende der extrazelluläre Raum erweitert ist. Zu starken Verzahnungen benachbarter Zellen kommt es vor allem im Apikalbereich. Hier sind oft Anschnitte von Fortsätzen weiterer Zellen gefunden worden, die zwischen die Membranen zweier Nachbarzellen ragen (Abb. 13). Basal sind die einzelnen Zellen trotz der verwirrenden Membraneinfaltungen meist sehr gut gegeneinander abgesetzt. Von der Hämolymphe und angrenzendem Gewebe trennt sie eine sehr dünne Basalmembran (Abb. 14 und 15). Der extrazelluläre



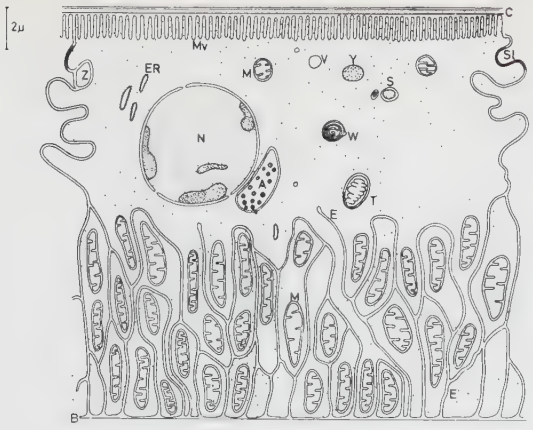


Abb. 18. Schemata von Zelltypen aus den verschiedenen Abschnitten der Labialniere. a) Sacculus: Podocyten mit typischen Filtrationsstrukturen. b) Labyrinth: Zellen mit Mikrovilli und basalen Einfaltungen. c) Ausführgang: Zellen mit kutikularer Intima, Mikrovilli und basalen Einfaltungen. A Axon, B Basalmembran, C kutikulare Intima, D Desmosom, E basale Einfaltungen, ER endoplasmatisches Retikulum, G Golgiapparat, I Interzellularraum, L basales Lückensystem, M Mitochondrium, Mk multivesikulärer Körper, Mv Mikrovilli, N Nukleus, P Pinocytosevesikel, Pe Pedizellen, R Ribosomen, S „Einschlußkörper", Sl Schlußleiste, T Tracheole, V Vakuole, Vm Verbindungsmembran (Diaphragma), W „whorl", Y Lysosom, Z Zellfortsatz.

Raum zwischen den Membraneinfaltungen steht also wiederum nicht direkt mit der Hämolymphe in Verbindung.

In manchen Zellen des Ausführganges sind „Einschlußkörper" gefunden worden, sie können hier offensichtlich sowohl apikal (Abb. 14) als auch sehr weit basal auftreten (Abb. 15). Eine Abgabe der Einschlußkörper nach außen, sei es ins Lumen des Ausführganges oder an der Basalseite ist in keinem Fall festgestellt worden.

Die Versorgung des Ausführganges mit Tracheen ist besonders gut. Tracheenanschnitte finden sich nicht nur an der Basalseite der Zellen, sondern Tracheolen dringen auch in die Zellen vor (Abb. 15), wo Anschnitte von Tracheenendzellen oft noch ziemlich weit apikal angetroffen werden. Besonders bemerkenswert und charakteristisch für paarigen und unpaaren Ausführgang sind Anschnitte ziemlich großer Bezirke (0,5—0,8 × 1,0—1,5 µm), die durch eine Doppelmembran vom übrigen Cytoplasma getrennt sind und zahlreiche elektronendichte Granula (⌀ 25—30 nm) enthalten (Abb. 17). Manchmal werden diese granulahaltigen Bezirke in direkter Nachbarschaft des Zellkerns angetroffen. Es besteht die Vermutung, daß es sich hierbei um Anschnitte von Neuro-

sekret führenden Axonen handelt. Hinweise auf eine direkte Versorgung peripherer Organe mit Neurosekreten durch besondere Axone gibt es auch bei anderen Insekten (Maddrell 1967).

Diskussion der Ergebnisse

a) Filtrationsstrukturen

Eine Erscheinungsform, wie sie die Epithelzellen des Sacculus von *Lepisma* zeigen, ist bereits seit längerer Zeit aus Exkretionsorganen verschiedener Tierstämme bekannt. Zellen dieses Typs werden unter der Bezeichnung „Podocyten" zusammengefaßt (Kümmel 1967).

Den Podocyten wird — oft mit dem Hinweis auf ihre Armut an Zellorganellen — eine rein passive Filtrationsfunktion zugeschrieben. Für einen derartigen Vorgang wären der Druckgradient zwischen Hämolymphe und Sacculuslumen (Kümmel 1965) und die Beschaffenheit des Filters von Interesse. Als Filter kommen sowohl die Basalmembran als auch die Verbindungsmembran zwischen den Pedizellen (Diaphragma) infrage. Das Diaphragma würde dabei nur effektiv arbeiten können, wenn seine „Poren"-größe gleich oder geringer als die der Basalmembran wäre. Bei gleicher Porengröße käme der Effekt dem einer etwas dickeren Basalmembran gleich, im zweiten Fall aber müßte man bei hoher Filtrationsrate erwarten, daß sich Moleküle einer bestimmten Größe in dem Raum zwischen Basalmembran und Diaphragma ansammeln und entweder den Filter verstopfen oder durch Pinocytose an den Pedizellen entfernt werden[3]. Pinocytosevorgänge sind aber in diesem Bereich nur sehr selten beobachtet worden und treten erst weiter apikal vom Diaphragma in Erscheinung (Farquhar et al. 1961). Deshalb wird vor allem die Basalmembran als Filter angesehen. Für die Durchlässigkeit ist die Dicke der Basalmembran kein Kriterium (Amon 1967). Die Permeabilität kann nur durch Injektion von Substanzen mit bekanntem Molekulargewicht und Verfolgung ihres Weges ermittelt werden. Es zeigt sich, daß in der Permeabilität ziemliche Unterschiede bestehen können: Kirschner und Wagner (1965) haben beim Flußkrebs einen Filtrationseffekt erst bei einem Molekulargewicht von mehr als 50 000 bis 100 000 feststellen können. Bei Säugetieren ist dagegen die Permeabilität normalerweise sehr viel geringer. Es ist einleuchtend, daß für die Filtrationsfähigkeit eines Stoffes nicht nur sein Molekulargewicht sondern auch die Molekülform maßgebend ist. Hier muß natürlich berücksichtigt werden, daß Aussagen über die Filtrationsfähigkeit ver-

[3] Eine eindeutige Klärung dieser Frage scheint auch durch experimentelle Untersuchungen mit Peroxydase (Graham 1966) noch nicht erreicht worden zu sein.

schiedenartiger Substanzen nur gemacht werden können, wenn entweder elektronenmikroskopisch Unterschiede feststellbar sind oder aber das tatsächlich noch unveränderte Filtrat (Primärharn) mit dem Blut verglichen werden kann. Das dürfte aber auf große Schwierigkeiten stoßen, da die Veränderung des Primärharns offensichtlich schon im basalen Lückensystem der Podocyten einsetzt. Substanzen werden hier durch Pinocytose aufgenommen, in den Zellen konzentriert, in Lysosomen abgebaut und die Restprodukte schließlich wieder dem Sacculuslumen zugeführt (Abb. 5).

Über die Bildung der Basalmembran ist bisher nur bei Säugetieren etwas bekannt. Sie wird in diesem Fall durch das Glomerulusepithel abgeschieden, nur ein geringer Anteil entstammt dem Endothel der Blutkapillaren (Kurtz und Feldman 1962). Wo wie bei den Arthropoden ein Endothel fehlt, dürfte die Basalmembran als Produkt der Podocyten zu betrachten sein. Morphologische Anhaltspunkte für die Abscheidung der Basalmembran durch die Podocyten sind jedoch bei *Lepisma* bisher nicht gefunden worden.

Für den Ablauf einer Filtration muß ein ausreichender hydrostatischer Druckgradient vorhanden sein. Es sind zwei Möglichkeiten für die Schaffung dieser Voraussetzung denkbar: Es kann ein Unterdruck im Filtratraum geschaffen werden oder der Blutdruck muß für die Filtration ausreichen. Die erste Möglichkeit scheint in den Terminalzellen von Protonephridien realisiert zu sein (Brandenburg und Kümmel 1961, Brandenburg 1966, Kümmel 1958). Der Unterdruck dürfte hier durch den Schlag von Geißeln innerhalb der Terminalzelle entstehen. Bei den Arthropoden sind derartige Einrichtungen nicht vorhanden, es ist also zu fordern, daß hier analog zu den Säugetieren der Druck der Hämolymphe für die Filtration ausreicht.

In diesem Zusammenhang muß auf ein eng mit der Druckfiltration zusammenhängendes Problem eingegangen werden: Wie wird ein Kollabieren der Filtraträume verhindert? Sind an den Filtrationsorten Strukturen festzustellen, die nach statischen Gesichtspunkten als besonders günstig gelten können?

Die Terminalzellen der Protonephridien zeigen stets einen röhrenförmigen Bau, ihr Querschnitt ist mehr oder weniger rund. Die Filtermembran wird von sehr unterschiedlichen Stabkonstruktionen gestützt, so daß auf diese Art eine Reuse gebildet wird. Anstelle von Stabkonstruktionen sind an den Cyrtocyten der Entoprocten *Pedicellina* (Brandenburg 1966) und *Urnatella* (Kümmel 1962) mehrere Zellausläufer ausgebildet, die kreisförmig um den zentralen Filtratraum stehen und durch seitliche Fortsätze miteinander verzahnt sind. Für Einzelzellen mag diese Konstruktion sonderbar erscheinen, sobald jedoch mehrere Zellen

an der Bewältigung einer derartigen Aufgabe beteiligt sind, erscheint die Ausbildung von Verzahnungen zwischen Zellfortsätzen als einfachste und günstigste Lösung des Problems, wenn man berücksichtigt, daß bei größtmöglicher Stabilität eine optimal große Filtrationsfläche entstehen soll. Für die effektive Filtration kommen ja nur die Lücken zwischen den Verzahnungen infrage. Verwirklicht ist diese Art des Baues in dem Solenocytengewebe der Priapuliden (Kümmel 1964). Darüber hinaus zeigt sich, daß bei allen hochentwickelten Tierformen (Arthropoden, Cephalopoden, Säuger) beim Problem der Abstützung von Filtrationsorten das Prinzip der Verzahnung immer wieder auftritt. An Exkretionsorganen ist das Vorkommen eines anderen Konstruktionsmodus bisher jedenfalls nicht bekannt.

Auf statische Gesetzmäßigkeiten weist die Tatsache hin, daß die Zellausläufer stets stärker sind als ihre sich gegenseitig verzahnenden Fortsätze. Aufgrund der Natur des hydrostatischen Druckes dürfte die Belastung einer freiliegenden Filterfläche ziemlich gleichmäßig sein. Entsprechend ist ein gleichmäßiger Gegendruck der Pedizellen zu fordern. Auf diese Tatsache mag die sehr regelmäßige Verteilung der Pedizellen hindeuten. Entsprechend ist vielleicht die Aufgabe der Zwischenmembran (Diaphragma) in einer Vertäuung der Pedizellen untereinander zu suchen. Einen Hinweis auf die Berechtigung dieser Vermutung gibt die Tatsache, daß Diaphragmastrukturen auch zwischen schmalen Zellfortsätzen gefunden werden, die nicht direkt über der Basalmembran liegen (Abb. 6), dabei können die Diaphragmastrukturen auch parallel zur Filtrationsrichtung liegen. An den Ansatzstellen des Diaphragmas erscheint das Cytoplasma der Pedizellen stets etwas dichter. Diese Strukturen erinnern also in gewisser Weise auch an desmosomale Bildungen zwischen den weiter in Richtung des Sacculuslumens liegenden Zellausläufern (Abb. 3, 6 und 7). Eine Verhinderung von Stofftransport in den Interzellularräumen dürfte hier als Aufgabe der Desmosomen entfallen, da es genug weite, offene Verbindungen zwischen den basalen Lückenräumen und dem Sacculuslumen gibt. Es wäre also anzunehmen, daß den Desmosomen eine rein mechanische Aufgabe bei der Verankerung von Zellausläufern untereinander zukommt (Kelly 1966, Locke 1965). Dabei kann hier jedoch nicht entschieden werden, ob Desmosomen nur zwischen Ausläufern verschiedener Zellen auftreten.

Zellausläufer und Pedizellen wären also gewissermaßen einer gewölbeähnlichen Konstruktion vergleichbar, die den auf den Sacculus wirkenden Blutdruck abfängt. Ein Kollabieren des Sacculus wird aber wohl vor allem auch durch einige stegartige Zellen verhindert, die den Sacculus mit dem Integument verbinden (Abb. 7). Ähnliche Aufhängungsvorrichtungen sollen am Sacculus des Flußkrebses vorhanden sein und sind für die Coxaldrüse von Zecken beschrieben worden (Groepler 1967).

Groepler spricht bei den Zecken von Muskeln und hat stellenweise eine Querstreifung bemerkt. Bei *Lepisma* sind dagegen in diesen Zellen keinerlei kontraktile Elemente gefunden worden. Auch bei Diplopoden ist über die Aufhängung des Sacculus der Segmentalorgane berichtet worden (Fahlander 1939), wobei hier ebenfalls sehr langgestreckte Zellen beteiligt sind, über deren Natur allerdings nichts ausgesagt wird.

b) Strukturen des aktiven transzellulären Stofftransports

Nach einer Filtration als Initialvorgang der Harnbildung ist in den folgenden Abschnitten des Exkretionsorgans eine Reabsorption von Substanzen zu erwarten, die für den Körper des Tieres noch von Bedeutung sind. Meist sind auch am Tubulus der Segmentalorgane von Arthropoden für diese Funktion zwei morphologisch unterschiedliche Abschnitte festzustellen. Es handelt sich um einen proximalen Abschnitt mit dichtem Mikrovillisaum und einen distalen mit einzelnen oder ohne Mikrovilli. Die basalen Einfaltungen sind im distalen Tubulus meist stärker ausgebildet als proximal (Anderson und Beams 1956, Beams et al. 1956, Rasmont 1960, Groepler 1967). Aus lichtmikroskopischen Untersuchungen (Bruntz 1908) kann geschlossen werden, daß sich auch bei *Machilis* (Thysanura) an den Sacculus zwei unterschiedliche Tubulus- (Labyrinth-)abschnitte anschließen, von denen der proximale durch einen Mikrovillisaum charakterisiert ist. Bei Collembolen scheinen die Verhältnisse ganz ähnlich zu sein (Hoffmann 1904, Sedlag 1952). Um so verwunderlicher ist die Tatsache, daß bei *Lepisma* ein distaler Labyrinthabschnitt ohne Mikrovilli überhaupt nicht vorhanden ist. An das Labyrinth mit dichtem Mikrovillisaum in ganzer Länge schließt sich unter Vermittlung des sehr kurzen Halsabschnittes (Bruntz 1908) sofort der Ausführgang an. Über die Feinstruktur des Halsabschnittes können keine Aussagen gemacht werden, da er nicht angeschnitten wurde. Ein solcher Abschnitt ist auch bei *Machilis* vorhanden und kann bei *Lepisma* nicht als distaler Labyrinthabschnitt gerechnet werden. Schon wegen seiner Kürze dürfte ihm funktionell keine besondere Bedeutung zuzumessen sein.

Die ersten Hinweise auf die Funktion des Labyrinths gehen auf lichtmikroskopische Untersuchungen zurück, nach denen den Labyrinthzellen eine Sekretion zugeschrieben wird. Die Sekretionstätigkeit scheint allerdings auf den proximalen Teil des Labyrinths beschränkt zu sein, entsprechende Beobachtungen machte Bruntz (1908) an der Labialniere von *Machilis*. Auch Fahlander berichtet über ähnliche Vorgänge bei *Polydesmus* (Diplopoda) (1939) und er hat bei Chilopoden (1938) die Abschnürung apikaler Zellteile im Labyrinth beobachtet. Inzwischen sind

über solche Abscheidungsvorgänge auch elektronenmikroskopische Beobachtungen gemacht worden. Die Abgabe von gänzlich undifferenziert erscheinenden Cytoplasmabereichen im proximalen Tubulus der Zecke *Ornithodorus moubata* läßt Groepler (1967) mit einer Artefaktbildung rechnen. Im Labyrinth von *Lepisma* (Abb. 12) und in verschiedenen anderen Fällen sind dagegen charakteristische „Einschlußkörper" oder besondere Granula gefunden worden. Hinweise über die Entstehung und Herkunft der abgegebenen Körper sind einigen Arbeiten über Malpighi'sche Gefäße zu entnehmen: Berkaloff (1959) bringt die Entstehung von Granula bei *Gryllus* mit den Einfaltungen der basalen Zellmembran in Beziehung. Füller (1965/66) berichtet für *Lithobius* über elektronendichte kleine Granula, die zwischen den basalen Einfaltungen entstehen und von einer einfachen Membran umgeben zum Lumen transportiert werden sollen. Er hat auch Vakuolenreihen beobachtet, die möglicherweise auf den Zerfall von basalen Einfaltungen zurückzuführen sind. Ganz ähnliche Erscheinungen treten auch im Labyrinth von *Lepisma* auf (Abb. 9) und werden mit dem Stofftransport in Zusammenhang gebracht. In Anlehnung an die Ergebnisse von de Duve (1963) wird angenommen, daß Pinocytosevesikeln von den basalen Einfaltungen abgeschnürt werden und sich zu Vakuolen vereinigen, aus denen durch Zutritt entsprechender Enzyme Lysosomen entstehen. Die oben beschriebenen „Einschlußkörper" dürften als Reste von Lysosomen anzusehen sein (Abb. 11, 12), sie werden schließlich von den Zellen abgegeben.

Bisher wurde nur die Sekretion behandelt, es ist jedoch möglich, daß analog zu den Verhältnissen im proximalen Tubulus der Säugerniere auch hier Reabsorptionsvorgänge ablaufen. Für das Labyrinth von *Lepisma* sind jedoch an der Basis der Mikrovilli keine Pinocytosevesikeln festgestellt worden. Es könnte sich allerdings bei den in Verbindung mit einer starken Ausbildung des granulären endoplasmatischen Retikulums auftretenden Vesikelreihen um Pinocytosevesikeln handeln. Andererseits können diese Vesikeln ebensogut Syntheseprodukte des endoplasmatischen Retikulums enthalten (Abb. 9). Als Hinweis für Reabsorptionsvorgänge im Labyrinth bleibt die starke Ausprägung des Mikrovillisaums mit seiner hohen Phosphomonoesteraseaktivität (Gabe 1967). Im Labyrinth steht also zumindest morphologisch die Sekretion im Vordergrund, eine zeitlich davon getrennte Reabsorption ist jedoch sehr wahrscheinlich.

Der Ausführgang weist im Prinzip dieselben Eigenheiten auf wie das Labyrinth, nämlich eine starke Vergrößerung der apikalen und basalen Zellmembranflächen durch Mikrovilli bzw. Membraneinfaltungen. Das besondere ist die Auskleidung des Lumens durch eine kutikulare Intima, die über den Mikrovilli liegt. Vergleichbare

Strukturen finden sich an den Rektalorganen verschiedener Insekten (Berridge und Gupta 1967), die der Reabsorption von Wasser dienen (Gupta und Berridge 1966).

Im paarigen Ausführgang sind zwar auch wiederholt Restkörper von Lysosomen beobachtet worden, es wurde jedoch keine Abgabe aus den Zellen festgestellt. So werden in den Zellen des Ausführganges der Labialniere von *Lepisma* vor allem Reabsorptionsvorgänge vermutet, die im Hinblick auf den großen Mitochondrienreichtum dieser Zellen mit einem hohen Energieaufwand verbunden sein müssen. Entsprechend ist die Versorgung mit Tracheen im Ausführgang besonders gut.

Die auffällige Tatsache, daß die Ausführgänge der hinteren Speicheldrüse und der Labialniere die gleiche Struktur aufweisen und durch den unpaaren Ausführgang gemeinsam in die Mundhöhle münden, gibt zu der Vermutung Anlaß, daß beide Organe eine Funktionseinheit bilden. Die Rück- und Umbildung der Segmentalorgane von Tracheaten hat Weber (1952) ausführlich diskutiert. Vergleicht man die Labialnieren der Lepismatiden mit denen anderer „Apterygoten" oder mit denen der Diplopoden und Chilopoden, fällt sofort das unterschiedliche Größenverhältnis zwischen Sacculi und Labyrinthen sowie dem Komplex der Ausführgänge auf. Es dürfte künftigen physiologischen Untersuchungen vorbehalten sein zu entscheiden, inwiefern die Labialniere bei *Lepisma* noch eine nennenswerte Exkretionsfunktion erfüllt oder vielmehr als akzessorische Speicheldrüse funktioniert. In den Ausführgängen könnte z. B. durch entsprechenden aktiven Ionentransport das pH-Optimum für die Speichelsekrete eingestellt werden.

Es bleibt noch zu diskutieren, wie der selektive Transport von Substanzen durch die Labialniere gesteuert werden kann. In den Ausführgängen der Labialniere von *Lepisma* treten manchmal Anschnitte von Axonen mit elektronendichten Granula auf (Abb. 17). Ganz ähnliche Strukturen sind bereits früher in verschiedenen elektronenmikroskopischen Arbeiten abgebildet worden, oft wurde jedoch nicht darauf eingegangen. Maddrell (1967) berichtet dagegen über eine weitverbreitete Versorgung peripherer Organe mit neurosekrethaltigen Axonen bei Insekten und nennt an Beispielen u. a. die Speicheldrüse von *Carausius*. Aus den Rektalpapillen von *Calliphora* sind ebenfalls neurosekretorische Axone bekannt (Gupta und Berridge 1966). Es kann als wahrscheinlich gelten, daß auch die Labialniere von *Lepisma* über besondere Axone direkt mit Neurosekreten versorgt wird, die die Zusammensetzung des abgeschiedenen Sekretes oder Exkretes regulieren. Die Innervation der Ausführgänge des Lepismatiden *Thermobia* geht von der Ventralseite des Unterschlundganglions aus (Chaudonneret 1950), und aus diesem Bereich stammen dann wohl auch eventuell vorhandene Neurosekrete.

Zusammenfassung

Bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung der Labialniere von *Lepisma saccharina* L. wurden am Sacculus Podocyten mit typischen Filtrationsstrukturen festgestellt. Das Filtrat wird in seiner Zusammensetzung offensichtlich schon an den Podocyten verändert (Pinocytose, Lysosomen). Es wird die Aufgabe der Verbindungsmembran zwischen den Pedizellen diskutiert. Für das Labyrinth, das Mikrovilli und basale Einfaltungen der Zellmembran aufweist, werden sekretorische und reabsorptive Aufgaben angenommen. Den Ausführgängen mit besonders starken basalen Einfaltungen, zahlreichen Mitochondrien, apikalen Mikrovilli und kutikulärer Intima dürften vor allem Funktionen der Reabsorption zukommen, die stark energieabhängig sind. In den Zellen der Ausführgänge sind Axone mit elektronendichten Granula gefunden worden.

Es wird die Möglichkeit einer Funktion der Labialniere als akzessorische Speicheldrüse in betracht gezogen.

Literatur

Anderson, E. and H. W. Beams: Light and electron microscope studies on the cells of the labyrinth in the „green gland" of *Cambarus* sp. Proc. Iowa Ac. Sci. *63*, 681—685, 1956.

Amon, H.: Untersuchungen an der Niere des Siebenschläfers (*Glis glis* L.) im Winterschlaf und im sommerlichen Wachzustand. Z. Zellforsch. *76*, 349—354, 1967.

Baccetti, B.: L'ultrastruttura delle ghiandole della ooteca in Ortotteri Acridoidei, Blattoidei e Mantoidei. Z. Zellforsch. *77*, 64—79, 1967.

Beams, H. W., E. Anderson and N. Press: Light and electron microscope studies of the distal portion of the crayfish nephron tubule. Cytologia *21*, 50—57, 1956.

Berkaloff, A. Variations de l'ultrastructure des tubes de Malpighi et leurs functionnement chez *Gryllus domesticus*. C. R. Acad. Sci. *248*, 466—469, 1959.

Berridge, M. J. and B. L. Gupta: Fine structural changes in relation to ion and water transport in the rectal papillae of the blowfly *Calliphora*. J. Cell Sci. *2*, 89—112, 1967.

Brandenburg, J. und G. Kümmel: Die Feinstruktur der Solenocyten. J. Ultrastr. Res. *5*, 437—452, 1961.

Brandenburg, J.: Die Reusenform der Cyrtocyten. Zool. Beiträge *12* N. F., 345—417, 1966.

Bruntz, L.: Les reins labiaux et les glandes céphalique des Thysanoures. Arch. Zool. exper. gén. 4. Sér. *9*, 195—238, 1908.

Chaudonneret, J.: La morphologie céphalique de *Thermobia domestica*. Ann. Sci. Nat. Sér. 11 *12*, 145—302, 1950/51.

de Duve, C.: The lysosome (1963) in: The living cell. San Francisco, London 1965.

Fahlander, K.: Beiträge zur Anatomie und systematischen Einteilung der Chilopoden. Zool. Bidrag Uppsala *17*, 1—148, 1938.

— Die Segmentalorgane der Diplopoden, Symphyla und Insecta Apterygota. Zool. Bidrag Uppsala *18*, 243—251, 1939.

Farquhar, M. G., S. Wissig and G. E. Palade: Ferritin transfer across the normal glomerular capillary wall. J. exp. Med. *113*, 47—66, 1961.

Füller, H.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Malpighi'schen Gefäße von *Lithobius forficatus*. Z. wiss. Zool. *173*, 191—217, 1965/66.

Gabe, M.: Données histologiques sur le rein céphalique des Thysanoures. Ann. Soc. ent. Fr. N. S. *3*, 681—713, 1967.

Graham, R. C.: Glomerular permeability. Ultrastructural cytochemical studies using peroxidases as protein tracers. J. exp. Med. *124*, 1123—1134, 1966.

Groepler, W.: Feinstruktur der Coxalorgane bei der Gattung *Ornithodorus* (Acari, Argasidae). D 188. Diss. Math.-Nat. Fak. FU Berlin 1967.

Gupta, B. C. and M. J. Berridge: Fine structural organization of the rectum in the blowfly, *Calliphora erythrocephala*. J. Morphol. *120*, 23—82, 1966.

Hoffmann, R. W.: Über den Ventraltubus von *Tomocerus* und seine Beziehung zu den großen Kopfdrüsen. Zool. Anz. *28*, 87—116, 1904.

Kelly, D. E.: Fine structure of desmosomes, hemidesmosomes and an adepidermal globular layer in the developing newt epidermis. J. Cell Biol. *28*, 51—72, 1966.

Kirschner, L. and S. Wagner: The site and permeability of filtration locus in the crayfish antennal gland. J. exp. Biol. *43*, 385—395, 1965.

Komnick, H.: Elektronenmikroskopische Lokalisation von Natrium- und Chloridionen in Zellen und Geweben. Protoplasma *55*, 414—418, 1962.

Kümmel, G.: Das Terminalorgan der Protonephridien, Feinstruktur und Deutung der Funktion. Z. Naturforsch. 13 b, 677—679, 1958.

— Die Feinstruktur der Terminalzellen (Cyrtocyten) der Priapuliden. Z. Zellforsch. *62*, 468—484, 1964.

— Druckfiltration als Mechanismus der Stoffausscheidung bei Wirbellosen. In: Funktionelle und morphologische Organisation der Zelle. 2. wiss. Konf. Ges. Dtsch. Naturf. und Ärzte, p. 203—227, Springer: Berlin, Heidelberg, New York 1965.

— Die Podocyten. Zool. Beitr. N. F. *13*, 245—263, 1967.

Kurtz, S. M. and J. D. Feldman: Experimental studies on the formation of the glomerular basement membrane. J. Ultrastr. Res. *6*, 19—27, 1962.

Laibach, E.: *Lepisma saccharina* L., das Silberfischchen. Z. hyg. Zool. *40*, 321—370, 1952.

Locke, M.: The structure of septate desmosomes. J. Cell Biol. *25*, 166—169, 1965.

Maddrell, S. H. P.: Neurosecretion in insects. in: Beament, J. W. L. and J. E. Treherne: Insects and Physiology. Edinburgh, London 1967.

Millonig, G.: Further observations on a phosphate buffer for osmium solutions in fixation. V. Intern. Congr. El. Micr. Vol. 2 P 8, 1962.

Nassonow, N. W.: K morfologii nizšich nasekomych *Lepisma*, Campodea i Podura (Lipura). Izvěst. imp. Obšč. Ljubit. Jestestvozn. *52* (1). Trudy Lab. Zool. Muz. *3* (1), 15—86, 1887.

Noble-Nesbitt, J.: The fully formed intermoult cuticle and associated structures of *Podura aquatica* (Collembola). Quart. J. micr. Sci. *104*, 253—270, 1963.

Öztan, N.: The structures of the hypothalamic neurosecretory cells of *Zoarces viviparus* L. Z. Zellforsch. *75*, 66—82, 1966.

Palade, G. E.: A study of fixation for electron microscopy. J. exp. Med. *95*, 285, 1952.

Pearse, A. G. E.: Histochemistry, 2. ed. Churchill: London 1961.

Rasmont, R.: Structure et ultrastructure de la glande coxale d'un scorpion. Ann. Soc. r. zool. Belg. *89*, 239—272, 1960.

Reynolds, E. S.: The use of lead citrate at high pH as electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. *17*, 208, 1963.

Sabatini, D., K. Bensch and R. J. Barnett: The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyd fixation. J. Cell Biol. *17*, 19—59, 1963.

Sedlag, U.: Untersuchungen über den Ventraltubus der Collembolen. Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. *1*, 93—127, 1951/52.

Strugger, S.: Die Uranylkontrastierung für die elektronenmikroskopische Untersuchung der Pflanzenzellen. Naturwiss. *43*, 357, 1956.

Weber, H.: Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten. Fortschr. Zool. *9*, 18—231, 1952.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Joachim Haupt
I. Zoologisches Institut der Freien Universität Berlin
1 Berlin 33, Königin-Luise-Straße 1—3

Lebenslauf

Am 13. Januar 1942 wurde ich in Berlin als Sohn des Kaufmannes Erwin Haupt und seiner Ehefrau Hilda (geb. Rühmer) geboren.

In Charlottenburg besuchte ich die Evangelische Einheitsschule und dann die Schillerschule, ein Gymnasium mit mathematisch-naturwissenschaftlichem Zweig. Dort bestand ich im März 1961 die Reifeprüfung.

Nach einer siebenmonatigen praktischen Tätigkeit in den Berliner Forsten begann ich im Wintersemester 1961/62 mit dem Studium der Zoologie an der Freien Universität Berlin.

Im November 1964 legte ich die Vordiplomprüfung ab und begann im März 1966 mit der vorliegenden Dissertation.

Meine Lehrer waren in Zoologie die Professoren Günther, Herter, Kümmel, Peus, Ulrich und Urich, in Botanik die Professoren Eckardt, Mattik, Poelt und Reinert, in Chemie die Professoren Broser, Jahr, Manecke, Schenk und Vetter.